Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuroptera, Chrysopidae)

PETER DUELLI

Abstract

Honeydew and silent songs: habitat and partner finding in green lacewings (Neuroptera, Chrysopidae).

In the common green lacewings, the scent of honeydew plays a major role for finding food, mating partners after dispersive migration, yeast symbiontes, and oviposition sites suitable for the offspring. There is an obvious potential for manipulating beneficial lacewings with artificial food sprays for biological control, but so far the use of pesticides still seems to be cheaper and easier.

Partner identification, particularly in the genus *Chrysoperla*, relies on tremulation patterns produced by species-specific volleys of abdominal vibration. The vibration of these courtship songs is transmitted by the plant substrate and elicits an identical pattern by a potential partner (duetting). Morphologically cryptic species can now be identified, based on their tremulation pattern, leading to ongoing revision of the systematic and taxonomic status of the *Chrysoperla* carnea-group. Within the holarctic C. *carnea s.l.*, which is by far the most important species group for biological control in agriculture, at least 15 song morphs are known by now. At least four of them live in Central Europe and can be regarded as valid species.

Keywords: Lacewings, Chrysopidae, honeydew, attractant, courtship songs, tremulation

Stapfia 60,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 138 (1999), 35-48

Einleitung

Die Larven der grünen Florfliegen oder Goldaugen (Neuroptera: Chrysopidae) ernähren sich räuberisch von Blattläusen und anderen weichhäutigen Gliedertieren. Florfliegen genießen daher auf der gesamten nördlichen Hemisphäre einen ausgezeichneten Ruf als Nützlinge in der Landwirtschaft, in städtischen Parkanlagen und in Gärten. Am bekanntesten und am besten erforscht (Bibliographie in BAY et al. 1993) ist die Art *Chrysoperla carnea* STEPHENS. Zwischen 1836, dem Jahr der Erstbeschreibung durch STEPHENS, und 1939 wurden in Europa, Nordamerika und Asien verschiedene C. *carnea*-ähnliche Arten beschrieben, die dann aber mangels konsistenter morphologischer Unterscheidungsmerkmale synonymisiert und unter dem Namen *Chrysoperla carnea* zusammengefaßt wurden (ASPÖCK et al. 1980). Heute sieht die Situation wieder anders aus, da die moderne biologische Artdefinition nicht mehr auf morphologische Unterschiede angewiesen ist, sondern sich auch auf eine nachweisliche reproduktive Isolation in sympatrischen Populationen abstützen kann. Verschiedene sogenannte kryptische Arten können in einem Lebensraum zusammen vorkommen, ohne sich zu kreuzen, wenn entweder die Geschlechtspartner jeweils die eigene Art anhand von uns unbekannten Signalen (Duft, Ultraschall, Werbeverhalten, etc.) erkennen, oder wenn physiologische Mechanismen eine fertile Hybridisierung verhindern. Sobald Individuen dieser kryptischen Arten als genadelte Belegexemplare im Museum oder in der Alkoholsammlung landen, können sie nachträglich nicht mehr auf die Art bestimmt werden. Bestenfalls können wir sie einem Artenkomplex („cryptic sibling species complex") zuordnen; im Falle der ubiquitären „gemeinen grünen Florfliege" ist dies der Komplex von *Chrysoperla carnea* s.l., oder einfach der C. *carnea*-Komplex (BROOKS 1994).

Da die meisten Arten des C. *carnea*-Komplexes sehr häufig und von großer landwirtschaftlicher Bedeutung sind, wissen wir heute über die Lebensweise dieser weltweit gesehen wenigen, aber ökologisch und ökonomisch sehr wichtigen Arten viel mehr als über die restlichen mehr als 1200 Arten der Familie Chrysopidae. Die nächtliche Lebensweise der Adulttiere und die Tatsache, daß die Geschlechtspartner Unterscheidungsmerkmale berücksichtigen, die wir Menschen nicht erkennen können, waren für die Erforschung der Biologie und Ökologie der Florfliegen lange Zeit eine große Herausforderung. Zwei amerikanischen Forschungsgruppen ist es in den Siebziger- und Achtzigerjahren gelungen, entscheidende Phasen im Leben der Florfliegen zu entschlüsseln: Die Gruppe um Ken Hagen in Kalifornien untersuchte die Habitat- und Futtersuche der Adulttiere, Charles Henry in Connecticut analysierte das artspezifische Werbeverhalten der Geschlechtspartner. Beide Forschungsgruppen waren zunächst der Überzeugung, mit *Chrysopa* oder *Chrysoperla carnea* als Versuchstier zu arbeiten und publizierten ihre Ergebnisse entsprechend unter diesem Namen. Gerade die Arbeiten von Charles Henry führten dann aber zur Erkenntnis, daß die in England 1836 beschriebene C. *carnea* STEPHENS in Amerika gar nicht vorkommt. Für die im Folgenden beschriebenen Mechanismen der Habitat-, Futter- und Partnersuche können wir immerhin davon ausgehen, daß sie zumindest prinzipiell für alle landwirtschaftlich relevanten Arten des C. *carnea*-Komplexes zutreffen.

Habitat- und Futtersuche

Bei vielen Insektenarten ist die erste Handlung nach dem Schlüpfen der Adulttiere der Geschlechtsakt, oder zumindest die unmittelbare Suche nach Geschlechtspartnern. So ist von vielen Nachtfaltern, Bienen und Wasserinsekten bekannt, daß sich die Männchen am Schlüpfort der Weibchen versammeln und diese sofort nach dem Schlüpfen begatten. Bei Florfliegen ist das ganz anders: Während die Männchen ein bis zwei Tage nach dem Schlüpfen reproduktiv aktiv werden, brauchen die Weibchen etwa drei Tage, bis sie kopulationsbereit sind (DUELLI 1980b). Die erste Eiablage erfolgt frühestens fünf Tage nach dem Schlüpfen.

Bei den wenigen bisher näher untersuchten Arten des C. *carnea*-Komplexes (C. *plorabunda* in den USA, C. *carnea* i.e.S. in Europa) geschieht in diesen ersten zwei Tagen nach

dem Schlüpfen und vor der Kopulation etwas ökologisch sehr wichtiges: Männchen und Weibchen fliegen abends, sobald es dunkler als 10 Lux und wärmer als 10°C ist (DUELLI 1986) von ihrem Geburtsort weg und migrieren zunächst einmal stundenlang mit dem Wind, ohne sich um Futter oder Geschlechtspartner zu kümmern. Diese in Feld- (DUELLI 1980a) und Laborversuchen (DUELLI 1980b) mit der amerikanischen *C. plorabunda* gewonnenen Erkenntnisse zum Migrationsverhalten konnten neulich von DODDS (1998) anhand von Elektroantennogrammen auch bei einer italienischen *C. „carnea"* insofern bestätigt werden, als auch dort die Reaktion auf Futterduft erst einige Tage nach dem Schlüpfen der Adulttiere erfolgte.

Mit diesen Migrationsflügen ohne Reaktion auf sogenannte vegetative Reize, wie Futterduft und Sexualpartner, erreicht die Florfliege einen adaptiven Ortswechsel. Ein solcher ist bei Insekten immer dann sinnvoll oder gar nötig, wenn die Futterquellen nur kurzfristig zur Verfügung stehen oder jeweils von der Elterngeneration aufgebraucht werden.

Diese Form einer obligatorischen, präreproduktiven Migration scheint charakteristisch zu sein für feldlebende Florfliegenarten. Fast alle Florfliegen der Welt entwickeln sich auf Bäumen oder Sträuchern, nur wenige Arten sind auf die Krautschicht spezialisiert. Da zur Zeit der phylogenetischen Entwicklung und Radiation dieser erdgeschichtlich sehr alten Insektengruppe die gemäßigten Zonen der Erde meist von zusammenhängenden Waldgebieten bedeckt waren, mußten die frischgeschlüpften Adulttiere nie weit fliegen, um neue Lebensräume besiedeln zu können. Entsprechend werden auch die heutigen Waldarten, und das ist bei weitem die Mehrzahl der Florfliegen, selten weit entfernt vom Wald oder von Baumgruppen gefangen. Das ist ganz anders bei den heutigen Feldarten, vor allem des *C. carnea*-Komplexes: Sie hatten sich vermutlich aus Arten der ursprünglichen Waldlichtungen entwickelt, die einstmals im Urwald nur inselförmig und temporär auftraten. Jeder Habitatwechsel erforderte ausgedehnte Ausbreitungsflüge zur nächsten Waldlichtung – und ein gezieltes Suchverhalten. In erdgeschichtlich längeren Trockenperioden waren diese ehemaligen Lichtungsspezialisten auch bestens an das Leben in Steppengebieten angepaßt. Allerdings ist anzunehmen, daß sie zur Überwinterung immer noch in geschütztere Waldpartien migrierten, was ja die meisten heutigen Feldarten auch weiterhin tun.

Während die meisten Florfliegenarten als Larven oder Puppen überwintern, gehen bei der Gattung *Chrysoperla* die Adulttiere im Hochsommer (in Mitteleuropa um die zweite Augustwoche) in eine reproduktive Diapause, die bei den landwirtschaftlich relevanten Arten (außer bei *C. lucasina*!) mit einer reversiblen Farbänderung von grasgrün zu rötlich- oder gelblich-braun (Abb. 1) verbunden ist. Zum Jahreswechsel ist die physiologische Diapause schon beendet, doch dauert es bis ins Frühjahr, bis die Florfliegen wieder in die Felder zurückfliegen und die winterliche laubbraune Tarnfärbung wieder gegen die sommerliche grasgrüne Tarnfärbung tauschen.

Nach den Migrationsflügen, sei dies nach der Winterruhe oder nach dem Schlüpfen aus dem Cocon, folgt der entscheidende Schritt für die Habitat- und Partnersuche: Die Flor-

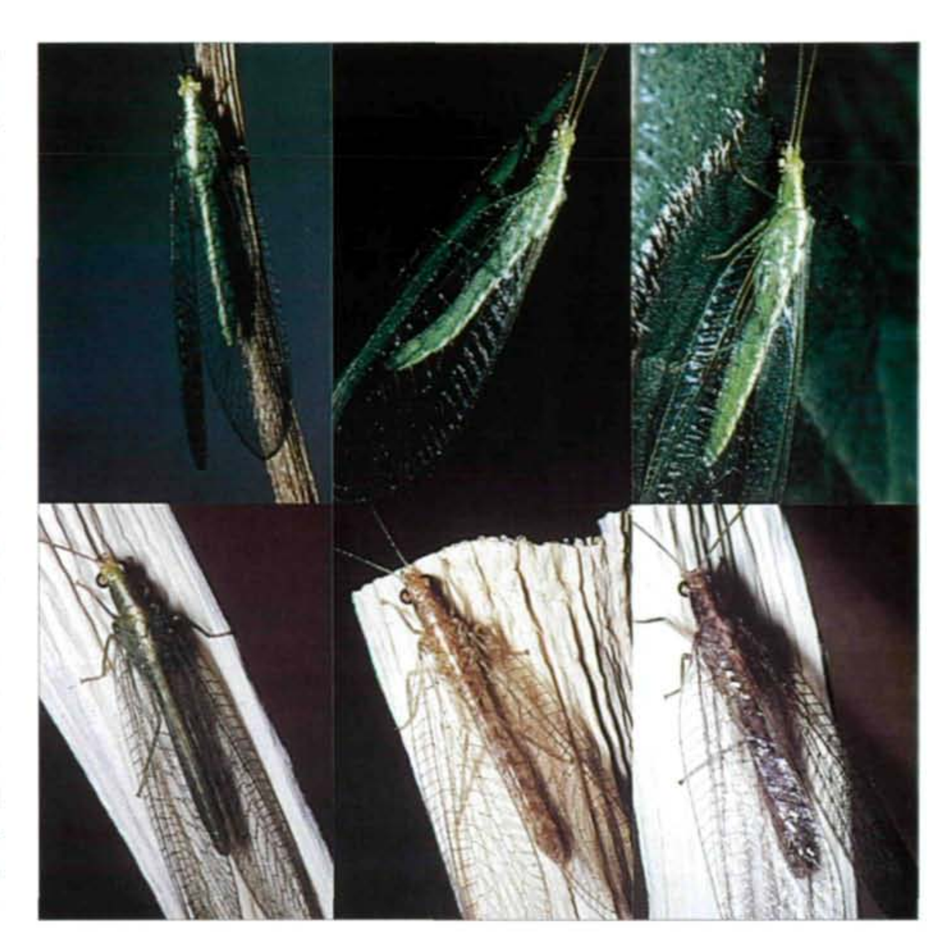


Abb. 1.

Sommerfärbungen (oben) und Diapausefärbungen (unten) bei den drei häufigsten mitteleuropäischen *Chrysoperla*-Arten. Links *C. lucasina* ohne Verfärbung, in der Mitte die arborikole Cc2 mit gelbbrauner Winterfärbung, rechts die sich vorwiegend in der Krautschicht entwickelnde Cc4 mit rotbrauner, hier bis fast purpurner Winterfärbung.



Abb. 2.

Mit Day-Glow markierte und nachts mit UV-Licht beleuchtete Florfliege auf Luzerne. Nachts leuchten auch schwächer markierte Tiere im UV-Licht auf und sind im Feld leicht auffindbar.

fliegen beginnen etwa in der dritten Nacht nach dem Schlüpfen auf den Duft von Honigtau, der zuckerhaltigen Ausscheidung von Pflanzenläusen, zu reagieren (DUELLI 1980a, HAGEN et al. 1970). Das Ausbreitungsverhalten der Florfliegen wurde im kalifornischen Central Valley von der Arbeitsgruppe von Ken Hagen untersucht, zu der sich auch der Autor für drei Jahre zählen durfte. Eine wichtige Methode war dabei das Freilassen von mit fluoreszierenden Farben (Day Glow) markierten Adulttieren (Abb. 2 und 3). Während die Florfliegen bei der Migration in den ersten zwei Nächten hoch über der Vegetation in der Windrichtung fliegen, bleiben sie nun auf dem Appetenzflug, immer noch mit dem Wind, nur wenige Meter über dem Boden (Abb. 4). Sobald sie in die Duftfahne einer Blattlauskolonie gelangen, reagieren sie mit einer Landung in der Vegetation. Die Duftquelle wird nun in einem schrittweisen Flug gegen den Wind angepeilt. Dabei muß die Florfliege unterhalb der Grenzschicht bleiben, wo ihre Fluggeschwindigkeit höher ist als die Windgeschwindigkeit. Die Florfliegen der Agrikulturlandschaft verbleiben aber nicht lange an einer Futterquelle, sondern wandern jede Nacht weiter (Abb. 4). Dadurch bewegt sich die Florfliegenpopulation in einer rollenden Bewegung entlang der hauptsächlichen Windrichtung, was als Nomadismus bezeichnet werden kann (DUELLI 1984). Da auch die Blattläuse infolge ihrer bescheidenen Fluggeschwindigkeit sich weitgehend mit dem Wind ausbreiten, folgen ihnen die Florfliegen in der Windrichtung nach.

Ein olfaktorisches Signal, das dem Empfänger (Florfliege) dient, dem Sender (Blattlaus) aber schadet, nennt die Fachwelt ein Kairomon. Die Anlockung durch den Duft von Honigtau hat für die Florfliegen eine ganze Reihe von vorteilhaften Konsequenzen, die im folgenden erläutert werden.



Abb. 3.

Stark markiertes Tier an einem gespritzten Futtertropfen aus Hefepulver und Fruchtzucker. Am Tag nach dem Freilassungsexperiment werden die Florfliegen mit dem Kescher gefangen und in einer Dunkelkammer mit einer UV-Lampe auf markierte Tiere abgesucht.

Honigtau, ein multifunktionales Kairomon

Es gibt mindesten vier für die Florfliegen wichtige Aspekte der Anlockung durch Honigtau:

- Honigtau ist ein zuckerhaltiges Kraftfutter für die Adulttiere, die bei den Migrationsflügen viel Energie verbraucht haben.

- Da beide Geschlechter durch den Duft des Honigtaus gleichermaßen angelockt werden, finden sich die Sexualpartner an den Futterstellen. Durch die Verschiebung der Kopulation auf die Zeit nach den ersten Ausbreitungsflügen wird eine bessere genetische Durchmischung erreicht.

- Honigtau ist eine klebrige Masse, die vor allem unterhalb von Kolonien von Pflanzen-

läusen die Vegetation überziehen kann. Darauf gedeihen Pilzkolonien, unter anderem Hefepilze der Gattung *Torulopsis* (HAGEN et al. 1971). Männchen und Weibchen der Florfliegen nehmen mit der Zuckernahrung diese Hefepilze auf und lagern sie im Kropf. Dieser ist vor allem bei den Weibchen stark vergrößert, und die Hefezellen vermehren sich im angereicherten Honigtau ausgezeichnet (Abb. 5-7).

aufnehmen. In der Diapause im Winter enthält der Kropf der Florfliegen keine Symbionten mehr, auch die überwinterten Tiere müssen im Frühjahr durch das Fressen von Honigtau die Hefezellen wieder aufnehmen. Die Hefe überwintert also nicht in den Kröpfen von Florfliegen, sondern vorwiegend auf Resten von Honigtau im Laub. Dabei überdauern die Hefezellen Temperaturen von minus 20°C schadlos (DUELLI unpubl.). HAGEN (1971) beobachteten, daß Florfliegen kurz vor der Kopulation einen aus dem Kropf ausgewürgten Futtertropfen austauschen (Trophallaxis). Damit wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß das Weibchen nachher für die Eiproduktion die essentiellen Aminosäuren erhält. Das Männchen scheint bei den Florfliegen also mit etwas mehr als nur den Spermien zum Wohlergehen seiner Nachkommenschaft beizutragen.

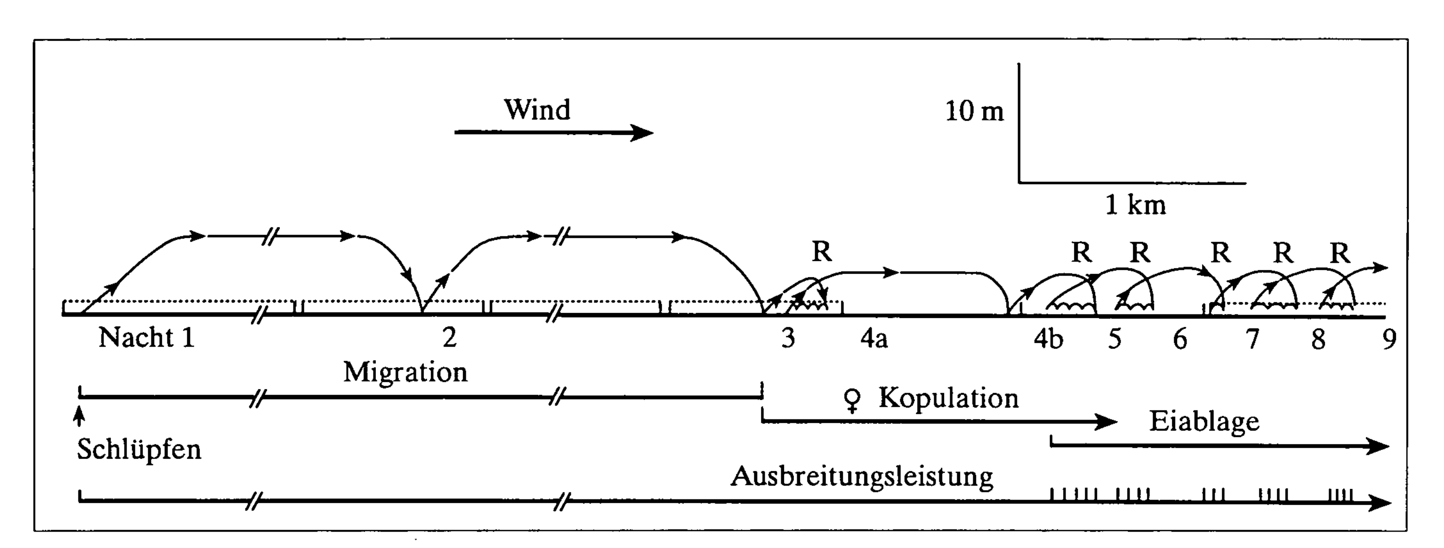


Abb. 4.
Schematische Darstellung des Ausbreitungsverhaltens von adulten Florfliegen (*C. plorabunda* in Kalifornien). Nach dem Schlüpfen entfernen sich die Adulttiere in den ersten 2 Nächten auf einem hohen, von Duftstoffen nicht beeinflußten Migrationsflug mit dem Wind aus ihrem Bruthabitat. Ab der dritten Nacht fliegen die Tiere tiefer und reagieren auf Futterduft. Fünf Tage nach dem Schlüpfen werden die ersten Eier abgelegt, doch die Wanderung geht weiter, Nacht für Nacht. Die Ausbreitungsleistung (Dispersal) kann in Form der Distanz zwischen dem Geburtsort eines Weibchens und dem seiner Nachkommenschaft dargestellt werden (unterste Zeile).

Bei den Florfliegen gibt es nur eine Gattung, *Chrysopa*, bei der auch die Adulttiere räuberisch sind und vor allem Blattläuse fressen. Bei allen anderen Gattungen, darunter auch *Chrysoperla*, ernähren sich die Adulttiere von Pollen, Nektar und eben Honigtau, der wohl ein tierisches Produkt ist, aber letztlich ein Konzentrat von Überschüssen aus Pflanzensäften des Assimilatstroms im Phloem darstellt. Dadurch fehlen den vegetarischen Adulttieren essentielle Aminosäuren, die sie wie viele andere ausschließlich vegetarische Insekten mit Hilfe von Symbionten herstellen müssen. Bei der Gattung *Chrysoperla* sind dies die erwähnten Hefepilze der Gattung *Torulopsis*. Diese Symbiose ist nur für die Florfliegen obligatorisch: ohne Hefepilze im Kropf sind die Weibchen nicht in der Lage, eine größere Zahl fertiler Eier zu produzieren (HAGEN et al. 1971). Hefepilze kommen hingegen bestens ohne Florfliegen aus. Sie leben in Blüten auf dem Nektar oder auf den Honigtauabsonderungen der Pflanzenläuse. Honig enthält fast immer Spuren solcher Hefepilze, die von den Bienen eingetragen wurden.

Frisch geschlüpfte Florfliegen müssen durch Fressen von Honigtau die Symbionten

- Als vierte und letzte wichtige Funktion des Honigtaus als Kairomon soll hier erwähnt werden, daß durch die Anlockung der Weibchen an Stellen mit Honigtau die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, daß Eier in der Nähe von Blattlauskolonien abgelegt werden. Die blattlausfressenden Larven schlüpfen also inmitten oder zumindest nahe bei ihrer Futterquelle. Bei Arten der Gattung *Chrysopa*, mit räuberischen Adulttieren, wird die Eiablage durch den Fraß von Blattläusen unmittelbar ausgelöst (DUELLI 1987b). Da geht die Brutfürsorge der Weibchen in Form von gezielter Habitatwahl des Eiablagestandortes also noch weiter als bei der Gattung *Chrysoperla*, deren Eier einzeln, räumlich und zeitlich



Abb. 5.

Kropf von *C. „carnea"* s.l., mit Pollen (große braune und kleinere gelbe Körner) und symbiontischen Hefepilzen (grünlich) gefüllt. Auffällig sind die mächtigen Tracheenstränge, die bei allen nicht räuberischen Florfliegen den Kropf mit Sauerstoff versorgen.

gestreut, abgesetzt werden. Nur dadurch, daß sich die Weibchen länger bei Futterquellen mit Honigtau aufhalten als anderswo, ergibt sich letztlich eine Konzentration der Eier in der Nähe von Blattlauskolonien.

Das Ziel der Forschungsgruppe von Ken Hagen in Kalifornien war es, mit künstlichem Honigtau die Florfliegen im Frühjahr in die landwirtschaftlichen Kulturen zu locken, wenn noch gar keine oder nur wenige Blattläuse vorhanden sind (HAGEN et al. 1970). Die Erfahrungen der biologischen Schädlingsbekämpfung hatten nämlich gezeigt, daß die Antagonisten der Schädlinge meist etwas zu spät kommen, um Massenvermehrungen verhindern zu können. Aus der Sicht der Florfliegen, Marienkäfer und Schwebfliegen ist das auch durchaus sinnvoll, denn deren Ziel kann es ja nicht sein, ihre eigene Nahrungsgrundlage gänzlich zu vernichten.

Ken Hagen wollte genauer wissen, welcher chemische Stoff im Honigtau die Florfliegen anlockt. Mit Feldversuchen ließ sich feststellen, daß die Aminosäure Tryptophan für die kalifornische *C. plorabunda* (damals noch *Chrysopa carnea*) äußerst attraktiv ist



Abb. 6.

Pollenkorn inmitten von symbiontischen Hefepilzen der Gattung Torulopsis, im Kropf einer *Chrysoperla carnea s.l.*

(HAGEN et al. 1976). Mit aufwendigen Laborversuchen im Olfaktometer wurde schließlich die chemische Komponente isoliert, die für die Anlockung verantwortlich ist. Es handelt sich dabei um Indol-Acetaldehyd, ein Abbauprodukt der Aminosäure L-Tryptophan (VAN EMDEN & HAGEN 1976).

Die Idee war bestechend: Im Frühjahr, kurz vor dem mit Hilfe der Tagesgrade recht gut kalkulierbaren Einflugtermin der Blattläuse in die Intensivkulturen, z.B. Luzerne und Baumwolle, werden die Florfliegen mit künstlichem Honigtau in Form von Futterspray zur Eiablage angelockt. Sobald dann die Blattläuse seßhaft werden wollen und sich zu vermehren beginnen, warten schon die hungrigen Florfliegenlarven und verhindern den Start einer Massenvermehrung. Auch könnte im Laufe des Sommers mit Hilfe von Futterspray zur Anlockung von Florfliegen verhindert werden, daß nach einer der zuweilen unvermeidlichen Applikationen von Insektiziden gegen Raupenfraß sich Blattläuse als Sekundärschädlinge zu Kalamitäten entwickeln.

Doch so bestechend die Idee war, sie wurde selbst in Kalifornien nie im großen Stil umgesetzt. Der Ankauf und die Applikation des Futtersprays mit Hilfe von Kleinflugzeugen war teurer, aufwendiger und ungewohnter als die gut eingeführte „chemische Keule". Es bräuchte eine strategische Planung auf regionaler Ebene, um die Vorteile der biologischen Bekämpfung durch Nützlingsförderung voll zum Tragen zu bringen. Doch dazu scheint es den verantwortlichen Fachstellen an Motivation und dem nötigen Know-how zu fehlen.

In Europa schlugen zudem verschiedene Versuche fehl, genau die gleiche Methode wie in Kalifornien in Luzernefeldern und auf Obstkulturen anzuwenden. Es wurde keine signifikant höhere Eiablage in den Kulturen erreicht (DUELLI, unpubl.). Die naheliegendste Erklärung ist nachträglich die, daß es sich in Europa eben um andere Florfliegenarten handelt, die möglicherweise auf andere Duftstoffe reagieren. Immerhin hatten SUDA (1970 schon festgestellt, daß sich Florfliegen (wohl C. *plorabunda*) mit Methyl-Eugenol anlocken lassen). Zudem scheint dieselbe Art auch auf Pflanzenextrakte (Habitatduftstoffe) wie Nelkenöl zu reagieren (FLINT et al. 1979). In Europa fingen CANARD et al. (1979) in Olivenplantagen auf Kreta verschiedene Arten (auch C. „*carnea*") mit Protein-Hydrolysat in McPhail-Fallen.

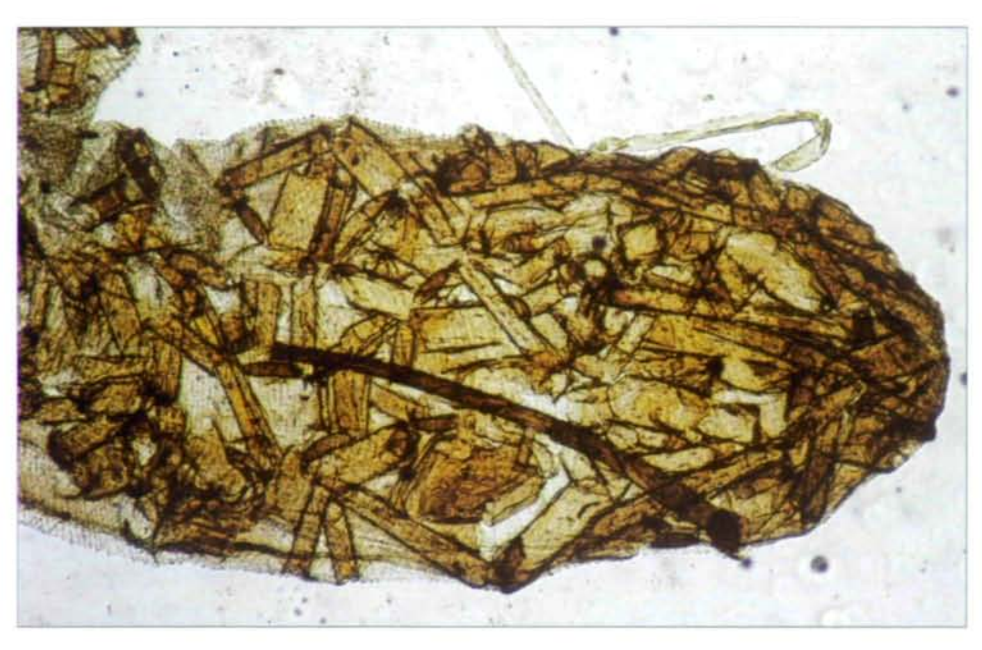


Abb. 7.

Kropf einer Florfliegenart mit räuberischen Adulttieren (*Chrysopa formosa*). Anstelle von Symbionten füllen Fragmente von Blattlausskeletten den Kropf.

Stumme Gesänge

Der Duft des Honigtaus bringt die Florfliegen beider Geschlechter in die Nähe der prospektiven Bruthabitate, doch wie finden sich die optisch gut getarnten Sexualpartner in der Vegetation? Tagfalter erkennen sich an der Farbe und an der Frequenz des Flügelschlages, Nachtfalter mittels Sexualpheromonen und

Heuschrecken, Grillen und Zikaden am Gesang. Bei einigen Florfliegengattungen (*Meleoma* in den USA, *Brinckochrysa* in Afrika) wurden Stridulationsstrukturen an den Flügeln gefunden, die auf eine Kommunikation mit Ultraschall hindeuten (BROOKS 1987), doch den häufigen Arten der Gattung *Chrysoperla* fehlen solche Strukturen.

Es ist das Verdienst von Charles Henry in Storrs, Connecticut, die Partnererkennung bei Florfliegen aufgeklärt zu haben. Sie geschieht, am ausgeprägtesten bei der Gattung *Chrysoperla*, durch ein alternierendes Duett der beiden Geschlechtspartner (Abb. 8), wobei nicht Töne die Information übermitteln, sondern Vibrationen des Substrates (HENRY 1979). Sobald eine geschlechtsreife Florfliege abends oder nachts auf einem Blatt landet, beginnt der Hinterleib mit schnellen Auf- und Abbewegungen zu vibrieren, meist ohne dabei den Boden zu berühren. Die Gattung *Mallada* in Afrika und im Pazifik ist da rigoroser: Sie springt auf wie zum Abflug und trommelt den Boden hörbar mit den Flügeln, zusätzlich zur Vibration des Hinterleibes (DUELLI & JOHNSON 1982). Stroboskopaufnahmen von Florfliegen auf Flugmühlen zeigen, daß beim Flug genau die gleichen Bewegungen des Hinterleibes stattfinden wie beim stummen „Werbegesang". Dieser leitet sich daher phylogenetisch wohl von den (Ab-) Flugbewegungen ab, bei denen der Hinterleib in Antiphase zu den Flügeln schwingt. Es liegt nahe, darin beim Flug der Florfliegen eine ähnliche Funktion zu sehen wie bei den Halteren der Zweiflügler, bei denen die reduzierten Hinterflügel als Gyroskope der Flugstabilisierung dienen.

Die Vibrationsmuster der Florfliegen sind artspezifisch und äußerst vielfältig (Abb. 9). Die über die Vegetation übertragenen Substratvibrationen werden hauptsächlich von den Subgenualorganen im Frequenzbereich von 1.5 – 2 kHz wahrgenommen (DEVETAK & AMON 1997). Männchen und Weibchen derselben Art haben weitgehend dasselbe Muster, sodaß die Tiere zunächst nicht erkennen, ob sie es mit einem gleichgeschlechtlichen Partner zu tun haben. Die Vibration überträgt sich auf die Vegetation und ermöglicht eine Kommunikation zwischen Individuen, die auf Blättern desselben Ästchens sitzen. Sobald ein ruhendes Tier ein arteigenes Muster wahrnimmt, läuft es aufgeregt umher und beginnt seinerseits, Signale auszusenden. Kommen sich zwei gleichgeschlechtliche Partner zu nahe, scheint man ihnen gleichsam die Frustration anzusehen: Meist schon nach kurzem Duett erkennen die Partner die Situation und attackieren sich heftig. Vor allem bei Männchen kommt es vor, daß sie sich Teile der Antennen abbeißen.

Findet sich ein heterosexuelles Paar, wird das Duett immer intensiver, die Partner stellen sich seitlich nebeneinander, zucken mit

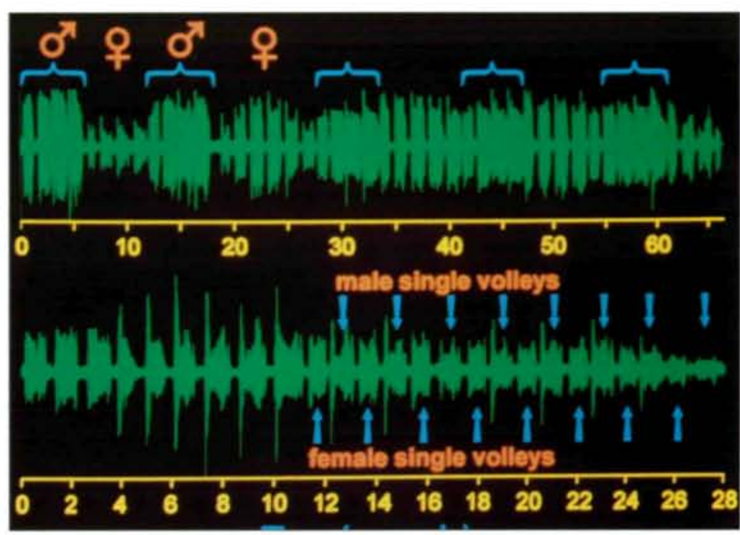


Abb. 8.

Zwei Beispiele von „stummen Gesängen", bei denen sich das Weibchen auf Einladung des Männchens zum Duett einsingt.

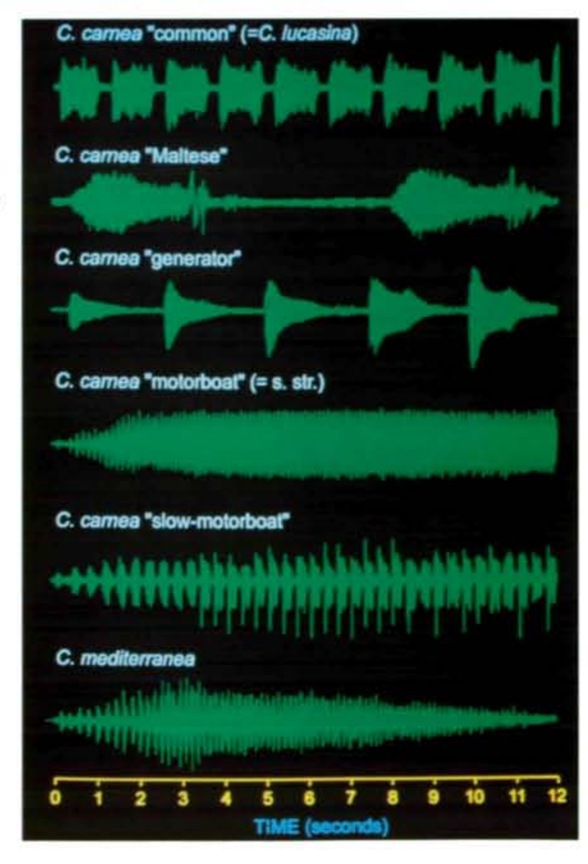


Abb. 9.

Sechs spezifische Vibrationsmuster des palaearktischen *C. carnea*-Komplexes. Neben den fünf europäischen Arten (von oben: *C. lucasina*, „Malta" (Cc3), „motorboat" (Cc4), „slow motorboat" (Cc2) und *C. mediterranea* ist mit „generator" (Cc5) auch das Gesangsmuster einer Art abgebildet, die vom Sahel über Äthiopien und Israel mindestens bis zur Arabischen Halbinsel vorkommt.

den Flügeln und schlagen so lange mit den Abdomenenden aneinander, bis sich die Genitalstrukturen ineinander verkrallen können. Die Kopulation kann Minuten dauern, dann lösen sich die Partner voneinander, und oft reinigen sie dann die bauchwärts nach vorne geschlagenen Genitalien mit dem Mund.

Die Entdeckung der Artspezifität dieser Partnererkennung durch „stumme Gesänge" in Form von Vibrationsmustern hat weitreichende Konsequenzen: In Kürze wurde klar, daß das spezifische Werbeverhalten der Florfliegen eine starke reproduktive Isolationswirkung hat und damit ein ausgezeichnetes Instrument für die systematische Differenzierung des taxonomisch so schwierigen *C. carnea*-Komplexes darstellt. Schon bald nach den ersten Arbeiten zum Phänomen der stummen Gesänge zerfiel die holarktische Sammelart *C. carnea* zunächst in verschiedene „song morphs" oder „Vibrationsmuster-Typen" (HENRY 1985b). Da Tiere mit verschiedenen Vibrationsmustern aus sympatrisch vorkommenden Populationen sich im Labor mit sanftem Zwang (paarweise enge Isolationshaft von je nur einem Geschlechtspartner) nach einiger Gewöhnungszeit kreuzen lassen, und dabei oft zumindest einige fertile Hybriden entstehen können (DUELLI 1987a, WELLS & HENRY 1992), war zunächst nicht klar, ob es sich dabei wirklich um valide biologische Arten handelt. Immerhin wurde klar, daß sich amerikanische und europäische Populationen praktisch nicht kreuzen lassen, und daß damit die amerikanischen Chrysoperlen mit Sicherheit nicht zur Art *C. carnea* gehören (HENRY 1983).

Mittlerweilen sind aus der ganzen Holarktis 15 Vibrationsmuster von Florfliegen des *C. carnea*-Komplexes bekannt, von denen oft mehrere sympatrisch auftreten. Wenn die auf Abb. 9 dargestellten Muster Heuschreckengesänge darstellen würden, hätte wohl niemand Zweifel, daß es sich dabei um verschiedene Arten handelt. Hybride Muster wurden bisher in der Natur keine festgestellt, was als gutes Indiz gewertet werden kann, daß es sich bei den unterschiedlichen Vibrationsmustern tatsächlich um getrennte biologische Arten handelt.

Die „stummen Gesänge" bestehen wie bei den akustisch auch für uns Menschen gut unterscheidbaren Heuschrecken- und Grillengesängen aus quantifizierbaren Elementen: Strophen- und Pausenlänge, Frequenzen und Amplituden (Abb. 10). Es gibt sogar erste Ansätze, diese Vibrationsmuster für eine systematische Klassifizierung zu verwenden (Abb. 11).

Mit etwas Übung läßt sich auch von bloßem Auge erkennen, welcher Florfliegenart ein bestimmtes Vibrationsmuster ent-

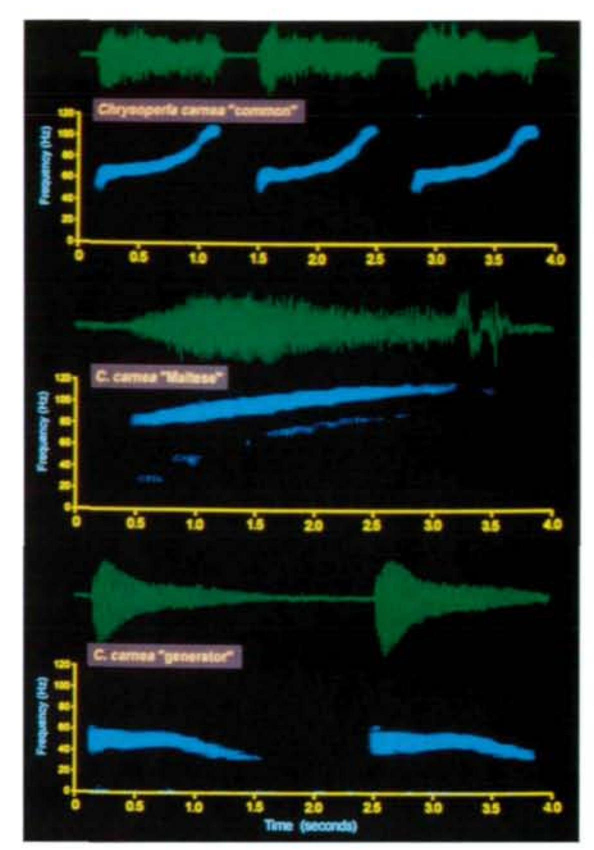


Abb. 10.
Neben dem Amplitudenmuster ist auch die Frequenzmodulation artspezifisch. Europäische Arten zeigen eher steigende Frequenzen, amerikanische (und die nahöstliche „generator", Cc5) eher sinkende.

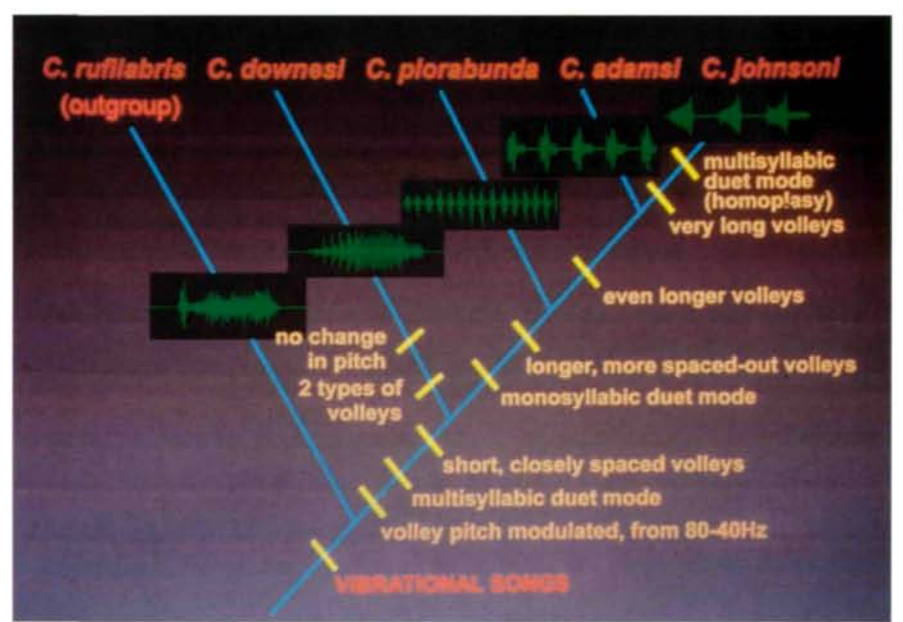


Abb. 11.
Versuch einer Klassifizierung der nordamerikanischen Arten des *C. carnea*-Komplexes auf der Basis von Gesangscharakteristika (HENRY, unpubl.)

spricht. Doch für eine genaue wissenschaftliche Analyse ist eine aufwendige Apparatur notwendig (HENRY 1985a). Die Florfliegen werden zunächst ein paar Tage isoliert oder in gleichgeschlechtlichen Gruppen gehalten, idealerweise schon ab dem Zeitpunkt des Schlüpfens. Sobald im Zuchtgefäß Vibrationsbewegungen zu beobachten sind, werden die Tiere einzeln in ein Gefäß gebracht, dessen dünner Kunststoffdeckel mit einem äußerst empfindlichen Vibrationssensor (einer Art Mikrophon) versehen ist (Abb. 12). In den ersten Phasen der Untersuchungen von Charles Henry bestand dieser Sensor aus einer Pick-up-Nadel eines Plattenspielers.

Die Florfliege sitzt die meiste Zeit an der Decke des Behälters, wie sie ja auch in der Natur meist an der Unterseite von Blättern sitzt. In der Dämmerung ist die Bereitschaft für „stumme Gesänge" am stärksten. Das vom Sensor empfangene Signal wird elektronisch verstärkt und auf Band aufgezeichnet. Gleichzeitig wird es auf einem Oszillographen dargestellt und dieses Muster abgespeichert (Abb. 12).

Die so gespeicherten Gesangsmuster können den Tieren über einen Lautsprecher wieder vorgespielt werden, wobei auch hier natürlich nicht Töne, sondern tieffrequente Vibrationen entstehen. Auf diese Weise ist es möglich, auch gänzlich gesangsunlustige Florfliegen zum Antworten anzuregen.

Im Labor erzeugte Hybriden zwischen zwei kryptischen Arten produzieren Hybridgesänge (WELLS & HENRY 1992). Die Hybridtiere reagieren am besten auf den Hybridgesang (WELLS & HENRY 1994), was in der Natur dazu führen wird, daß die wenigen möglicherweise doch in freier Natur entstandenen Hybriden keine Partner finden und als Genotyp wieder aussterben.

Die Verbreitung der mitteleuropäischen Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes

In Mitteleuropa leben nach derzeitiger Kenntnis vier Arten, die noch vor wenigen Jahren alle C. *carnea* hießen. Ihre Vibrationsmuster sind aber klar unterscheidbar (Abb. 9). Zwei dieser Arten lassen sich heute auch eindeutig nach morphologischen Kriterien identifizieren und haben eigene Namen: C. *lucasina* LACROIX und C. *mediterranea* HÖLZEL. Zudem sind dies zwei Arten, die im Winter keine markante Farbänderung vollziehen, derweil die zwei anderen Arten die charakteristische rötlichbraune Farbe annehmen, die zum Namen carnea (fleischrot) führte. Letztere beiden Arten sind schwerer zu trennen, und es ist klar, daß eine davon die „richtige" C. *carnea* ist, die 1836 von STEPHENS beschrieben wurde. Allerdings ist zurzeit noch umstritten, welche der beiden es ist.

Bei C. *mediterranea* handelt es sich, wie der Name sagt, um eine vorwiegend mediterrane Art. In jüngster Zeit hat sich allerdings herausgestellt, daß sie auch in isolierten Populationen nördlich der Alpen vorkommt. Während die Art in Südeuropa ausschließlich auf *Pinus*-Arten gefunden wird, scheint sie zumindest in Österreich auch auf Fichten zu leben. Jedenfalls ist sie immer an Nadelbäume gebunden und muß daher im Winter die Tarnfarbe nicht ändern. C. *mediterranea* unterscheidet sich deutlich von den anderen drei mitteleuropäischen Arten des C. *carnea*-Komplexes durch die einfachere Klauenform (fehlende Dilatation). Die mitteleuropäischen Populationen (Schweiz, Österreich, Slowakei) gehören zu einer östlichen Unterart, deren Klauen eine Übergangsform zwischen der westmediterranen C. *mediterranea* und den anderen drei Arten des C. *carnea*-Komplexes darstellen. Die „stummen Gesänge" sind aber die gleichen innerhalb der Art (HENRY et al. in press). Auch C. *lucasina*, 1912 von LACROIX aus Algerien beschrieben, später von ASPÖCK et al. (1980) mit C. *carnea* synonymisiert, dann von LERAUT (1991) wieder als C. *lucasina* eingesetzt, von BROOKS (1994) wieder mit C. *carnea* synonymisiert, und schließlich von HENRY et al. (1996) als eigener „song morph" bestätigt, ist ursprünglich eine mediterrane Art, die von Nordafrika und den Kanaren bis nach England, Mittel- und Osteuropa vorkommt. Die Art ist in Ackerkulturen und Grasland sehr verbreitet und hat eine große Bedeutung in der Biologischen Schädlingsbekämpfung (MALET et al. 1994). Sie ist von allen anderen mitteleuropäischen Arten des C. *carnea*-Komplexes an einem kleinen schwarzen Strich im ersten abdominalen Pleu-

ralfeld zu unterscheiden. Allerdings ist dieses Merkmal bei getrockneten Tieren schwer zu sehen, bei lebenden Tieren und im Alkohol ist der seitliche Strich aber recht gut sichtbar.

Da bei den beiden übrigen mitteleuropäischen Arten des *C. carnea*-Komplexes nicht sicher ist, welche die „richtige" *C. carnea* ist, haben diese beiden von Charles Henry klar separierten „song morphs" noch keinen wissenschaftlichen Namen (DUELLI et al. 1996). Entsprechend ihrem Vibrationsmuster nennen wir sie lautmalerisch „motorboat" (Cc4) und „slow motorboat" (Cc2, Abb. 9). Sie sind für das geübte Auge auch morphologisch zu unterscheiden: Cc4 hat auf dem Stipes ein braunes Band und dunkle Haare auf der Bauchseite der letzten Hinterleibssegmente, Cc2 hat auf dem Stipes nur einen dunklen Punkt und helle Haare auf der Bauchseite der letzten Hinterleibssegmente. Die französischen Neuropterologen nennen die beiden Arten *C. carnea* (Cc2) und *C. kolthoffi* (Cc4) (LERAUT 1991, THIERRY et al. 1996)). Das Problem ist, daß Cc2 in England bisher noch nie festgestellt werden konnte, von wo doch STEPHENS die Art 1836 beschrieben hatte. *C. kolthoffi*, aus Ostasien beschrieben, ist wahrscheinlich ein Synonym von *C. nipponensis*, die sicherlich nicht in Europa vorkommt (BROOKS 1994). Da ist offensichtlich noch vieles offen.

Cc2 und Cc4 sind sich genetisch (Isoenzyme) viel ähnlicher als im Vergleich zu *C. lucasina* (THIERRY et al. 1998). Ökologisch unterscheiden sich die beiden Arten aber klar: während Cc2 eine ausschließlich baumbewohnende Art ist, entwickelt sich Cc4 vor allem in der Krautschicht. Cc4 wandert im Herbst an den Waldrand oder in die Siedlungen, um im Laub, unter Rinde oder in Ritzen von Gebäuden zu überwintern. Fast alle im Winter in Gebäuden befindlichen Florfliegen gehören zur Art Cc4. Im Sommer findet sich Cc4 zuweilen in Massen in den landwirtschaftlichen Kulturen, zusammen mit *C. lucasina*.

Cc2 wurde bisher nur in Europa, in mittleren Breitengraden von Berlin bis Barcelona gefunden, nicht aber in England. Cc4 ist in Nord- und Mitteleuropa die häufigste Art und geht im Norden bis nach Finnland, im Süden bis nach Südfrankreich. In Südeuropa gibt es ein weiteres, vom südlichen Alpenrand bis nach Nordafrika und Israel weit verbreitetes Gesangsmuster („Malta", Cc3), und für zwei weitere, sehr seltene *Chrysoperla*-Arten (*C. renoni* in Frankreich, *C. ankylopteriformis* in Spanien) sind zusätzliche Gesangstypen zu erwarten.

Mit dem Einbezug der biologischen Artdefinition, die nicht mehr auf morphologische Kriterien abgestützt sein muß, sondern auf einer nachweislichen reproduktiven Isolation in freilebenden sympatrischen Populationen beruht, tut sich in der Florfliegenforschung ein neues Fenster auf, nachdem zumindest für Mitteleuropa nicht mehr mit entscheidenden taxonomischen Änderungen gerechnet worden war (ASPÖCK et al. 1980). Gerade die Tatsache, daß es sich bei den kryptischen Arten der Gattung *Chrysoperla* teilweise um landwirtschaftlich ausgesprochen wichtige Arten handelt, die auch kommerziell in Massen gezüchtet, über die halbe Welt verschickt und freigelassen werden, zeigt auf, wie wichtig eine detaillierte Forschung an einzelnen Insektenarten sein kann, bei denen man eigentlich annahm, man wisse nun praktisch alles, oder zumindest alles Wesentliche.

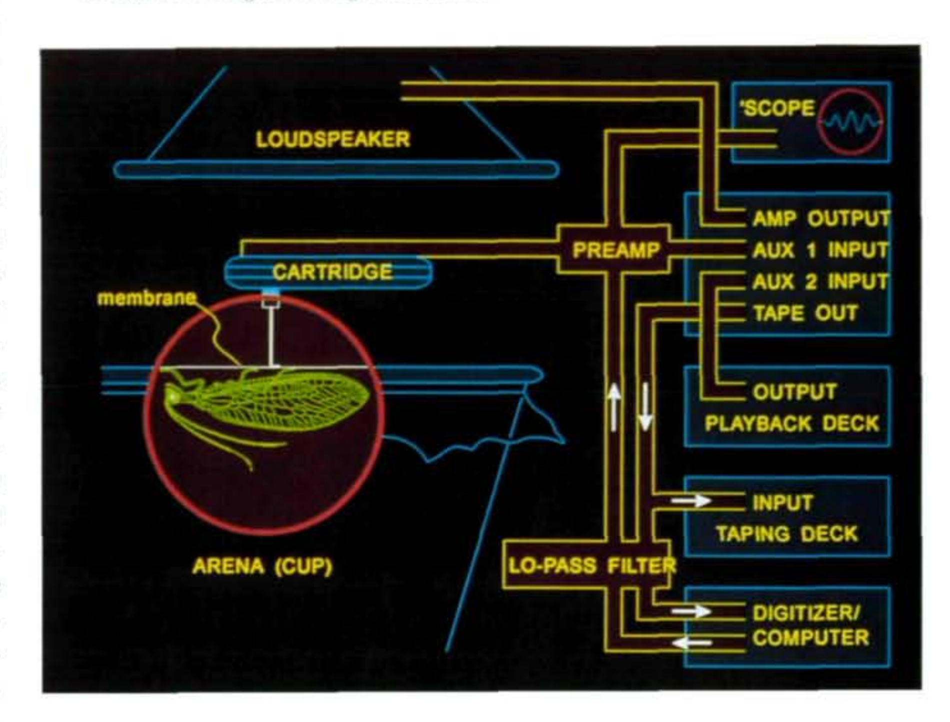


Abb. 12.

Die von Charles HENRY entwickelte Apparatur, um die in der „Arena" (ein Plastikbecher) erzeugten Vibrationsmuster nach Vorverstärkung (Preamp) entweder auf den Oszillographen (Scope), im Computer oder auf Tonband (Tape Deck) zu registrieren und zu verarbeiten. Ausgehend vom Tonband im Playback Deck kann ein Versuchstier über einen Lautsprecher zum „Singen" animiert werden.

Danksagung

Für das großzügige Überlassen der Farbbilder der „stummen Gesänge" (Abb. 8-12) möchte ich Professor Charles Henry (Storrs, Connecticut, USA) herzlich danken.

Literatur

ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. HÖLZEL (1980): Die Neuropteren Europas. — Goecke and Evers, Krefeld, **1**: 495 pp.; **2**: 355 pp.

BAY T., HOMMES M. & H. PLATE (1993): Die Florfliege *Chrysoperla carnea* (STEPHENS): Überblick über Systematik, Verbreitung, Biologie, Zucht und Anwendung. — Paul Parey, Berlin, 175 pp.

BROOKS S.J. (1987): Stridulatory structures in three green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae). — International Journal of Insect Morphology & Embryology **16**: 237-244.

BROOKS S.J. (1994): A taxonomic review of the common green lacewing genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). — Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology) **63**: 137-210.

CANARD M., NEUENSCHWANDER P. & S.M. NEUENSCHWANDER (1979): Les Névroptères capturés au piege de McPhail dans les oliviers en Grèce, 3: La Crète occidentale. — Annales de la Societé entomologique de France **15**: 607-615.

DEVETAK D. & T. AMON (1997): Substrate vibration sensitivity of the leg scolopidial organs in the green lacewing, *Chrysoperla carnea*. — J. Insect. Physiol. **43**: 433-437.

DODDS C. & P.K. MCEWEN (1998): Electroantennogram responses of green lacewings (*Chrysoperla carnea*) to plant volatiles: Preliminary results. — Acta Zool. Fenn. **209**: 99-102.

DUELLI P. (1980a): Adaptive dispersal and appetitive flight in the green lacewing, *Chrysopa carnea*. — Ecol. Entomol. **5**: 213-220.

DUELLI P. (1980b): Preovipository migration flights in the green lacewing, *Chrysopa carnea* (Planipennia, Chrysopidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **7**/3: 239-246.

DUELLI P. (1984): Flight, Dispersal, Migration. In: CANARD M., SÉMÉRIA Y. & T.R. NEW (eds.), Biology of Chrysopidae, Dr. W. Junk, The Hague, pp. 110-116.

DUELLI P. (1986): Flight activity patterns in lacewings (Planipennia: Chrysopidae). — In: GEPP J., ASPÖCK H. & H. HÖLZEL (eds.), Recent Research in Neuropterology, Graz, pp. 165-170.

DUELLI P. (1987a): Eine isolierte Reliktpopulation von *Chrysoperla mediterranea* (Planipennia: Chrysopidae) in der Schweiz. — Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. **60**/3-4: 301-306.

DUELLI P. (1987b): The influence of food on the oviposition-site selection in a predatory and a honeydew-feeding lacewing species (Planipennia: Chrysopidae). — Neuroptera Int. **4**/3: 205-210.

DUELLI P., HENRY C.S. & J.B. JOHNSON (1996): Kryptische Arten am Beispiel der Florfliegen: Eine Herausforderung für die Systematik, die angewandte Entomologie und den Naturschutz. In: GERSTMEIER R., Verhandl XIV. Internationales Symposium über Entomofaunistik in Mitteleuropa, SIEEC, München, 1994, pp. 383-387.

DUELLI P. & J.B. JOHNSON (1982): Behavioral origin of tremulation, and possible stridulation, in green lacewings (Planipennia: Chrysopidae). — Psyche **88**: 375-381.

FLINT H.M., SALTER S.S. & S. WALTERS (1979): Caryophyllene: an attractant for the green lacewing. — Environ. Entomol. **8**/6: 1123-1125.

HAGEN K.S., GREANY P., SAWALL E.F., JR. & R.L. TASSAN (1976): Tryptophan in artificial honeydews as a source of an attractant for adult *Chrysopa carnea*. — Environ. Entomol. **5**/3: 458-468.

HAGEN K.S., SAWALL E.F.J. & R.L. TASSAN (1970): The Use Of Food Sprays to Increase Effectiveness Of Entomophagous Insects. In tall timbers conference on ecological animal control by habitat management, vol. 2, pp. 59-81. Tallahassee, Florida.

HAGEN K.S., TASSAN R.L. & E.F. SAWALL jr. (1971): Some ecophysiological relationships between certain *Chrysopa*, honeydews and yeasts. — Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria Filippo Silvestri, Portici **28**: 113-134.

HENRY C.S. (1979): Acoustical communication during courtship and mating in the green lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). — Ann. Ent. Soc. Am. **72**: 68-79.

HENRY C.S. (1983): Acoustic recognition of sibling species within the holarctic lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). — Sys. Entomol. **8**/3: 293-301.

HENRY C.S. (1985a): The proliferation of cryptic species in *Chrysoperla* green lacewings through song divergence. — Florida Entomologist **68**: 18-38.

HENRY C.S. (1985b): Sibling species, call differences, and speciation in green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*). — Evolution **39**/5: 965-984.

Henry C.S., Brooks S.J., Duelli P. & J.B. Johnson (in press): Revising the concept of *Chrysoperla mediterranea* (Hölzel), a green lacewing associated with conifers: courtship songs across 2800 kilometers of Europe (Neuroptera: Chrysopidae). — Syst. Entomol.

HENRY C.S., BROOKS S.J., JOHNSON J.B. & P. DUELLI (1996): *Chrysoperla lucasina* (LACROIX): a distinct species of green lacewing, confirmed by acoustical analysis (Neuroptera: Chrysopidae). — Sys. Entomol. **21**: 205-218.

LERAUT P. (1991): Les *Chrysoperla* de la faune de France (Neuroptera, Chrysopidae). — Entomologia Gallica **2**: 75-81.

MALET J.C., NOYER C., MAISONNEUVE J.C. & M. CANARD (1994): *Chrysoperla lucasina* (LACROIX) (Neur., Chrysopidae), a potential predator of the Mediterranean *Chrysoperla* STEINMANN complex: first experiment to control *Aphis gossypii* GLOVER (Hom., Aphididae) on melon in France. — J. Appl. Entomol. **118**/4/5: 429-436.

SUDA D.Y. & R.T. CUNNINGHAM (1970): *Chrysopa basalis* captured in plastic traps containing methyl eugenol. — J. Econ. Entomol. **63**: 1706.

THIERRY D., CLOUPEAU R. & M. JARRY (1996): Distribution of the sibling species of the common green lacewing *Chrysoperla carnea* (STEPHENS) in Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). In: ASPÖCK M.C., ASPÖCK H. & M.W.MANSELL, Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Cairo, Egypt, 1994, Sacco, Toulouse, France., pp. 233-240.

THIERRY D., CLOUPEAU R., JARRY M. & M. CANARD (1998): Discrimination of the West-Palaearctic *Chrysoperla* STEINMANN species of the *carnea* STEPHENS group by means of claw morphology (Neuroptera, Chrysopidae). — Acta Zool. Fenn. **209**: 255-262.

VAN EMDEN H.F. & K.S. HAGEN (1976): Olfactory reaction of the green lacewing, *Chrysopa carnea*, to tryptophan and certain breakdown products. — Environ. Entomol. **5**: 469-473.

WELLS M.M. & C.S. HENRY (1992): The role of courtship songs in reproductive isolation among populations of green lacewings of the genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). — Evolution **46**/1: 31-42.

WELLS M.M. & C.S. HENRY (1994): Behavioral responses of hybrid lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to courtship songs. — Journal of Insect Behaviour **7**: 649-662.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Peter DUELLI
Eidg. Forschungsanstalt für Wald,
Schnee und Landschaft (WSL)
CH-8903 Birmensdorf
Schweiz